

天山高寒草原植物叶片氮磷化学计量特征 对氮沉降的响应^①

苏原^{1,2}, 罗艳^{1,2}, 耿凤展^{1,2}, 韩文轩^{1,3}, 朱玉梅⁴,
李凯辉^{1,5}, 刘学军³

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193; 4. 新疆和静县巴音布鲁克景区管理委员会, 新疆 和静 841300;
5. 中国科学院巴音布鲁克草原生态系统研究站, 新疆 巴音布鲁克 841314)

摘要: 人类活动和气候变化导致的大气氮沉降急剧升高, 将会影响高寒草原植物养分循环。为了研究氮沉降对高寒草原植物养分含量及生态化学计量学特征的影响。依托 2009 年在新疆天山巴音布鲁克高寒草原设置的长期氮沉降研究平台, 于 2017 年 7 月和 10 月采集落草 (*Koeleria cristata*)、二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*) 和天山赖草 (*Leymus tianschanicus*) 3 种植物的成熟叶和老叶, 分析 3 种植物叶片 N、P 元素生态化学计量对不同施氮水平的响应规律。结果表明: ① 3 种植物养分浓度及其化学计量比在成熟叶和老叶之间存在较大差异, 成熟叶和老叶的 N、P 含量分别为 $12.78 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $0.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $6.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $0.46 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。3 种植物成熟叶和老叶的 N 元素含量均为: 二裂委陵菜 > 天山赖草 > 落草, P 元素含量同 N 元素含量趋势一致; ② 氮添加增加了成熟叶和老叶 N 浓度, 分别达 12% 和 48%; 成熟叶与老叶 P 浓度对氮添加的响应规律不一致, 成熟叶 P 浓度对氮添加的响应与物种有关, 而老叶 P 浓度呈一致的下降趋势; 氮添加对成熟叶和老叶 N:P 的比值影响亦不同, 其中相对于成熟叶, 老叶的 N:P 呈显著增加趋势。③ 植物叶片的 N 元素、P 元素和 N:P 比三者之间的相关分析表明: N 元素和 N:P 之间呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 在生长旺盛期和枯黄期, 落草和天山赖草的 N 与 P 元素之间没有发现显著相关性 ($P > 0.05$), 而二裂委陵菜呈现一定的差异性, 在生长旺盛期二裂委陵菜叶片 N 与 P 元素呈显著的正相关、枯黄期呈显著的负相关 ($P < 0.05$)。表明长期氮的添加显著影响了 3 种植物叶片的养分含量和生态化学计量, 不同物种间存在一定差异, 未来氮沉降升高将会影响天山山地草原的植物养分循环。

关键词: 植物叶片; 氮含量; 磷含量; 化学计量学; 氮沉降; 高寒草原; 巴音布鲁克

生态化学计量学是研究生态系统多种化学元素平衡的科学, 为 N、P 等元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种新思路^[1]。N 和 P 元素是陆地生态系统中重要的养分, 控制着生物地球化学循环过程, 是植物体内各种蛋白质和遗传物质的重要组成部分。因此, 植物叶片 N、P 元素对植物的生长和发育起着重要的调节作用, 元素在植物体内和体外的相互作用决定着植物的营养水平和生长发育程度。外界环境的变化能够调节植物养分的需求, 当环境中 N、P 元素缺乏或过量时, 根据 N:P 的变化则可以判断植物受 N 或 P 相对限制的情况^[2]。

由于人类活动造成的大气氮沉降急剧增加^[3],

大量的活性氮进入陆地生态系统将会影响其植物元素平衡, 甚至干扰养分循环^[4]。国内外学者已在森林、草原等生态系统做过很多研究^[5-7], 结果表明氮沉降增加了成熟叶 N 浓度, 而氮沉降对成熟叶 P 浓度的影响存在一定争议, 增加^[6], 减少^[8-9], 无影响^[6-7]。成熟叶养分浓度对氮添加的响应报道较多, 而对老叶报道相对较少, 如开展与荒漠草原^[7]、温带草原^[10]的研究工作, 这为老叶化学计量特征的研究提供了参考。草原植物研究中积累了大量的成果, 但对高寒草原植物的研究较少。因此, 开展高寒草原植物生态化学计量特征的研究有利于了解植物生长过程中对资源的利用状况, 对于揭示高寒草原

① 收稿日期: 2018-07-16; 修订日期: 2018-08-31

基金项目: 中国科学院新疆生态与地理研究所“西部之光-西部引进人才”项目; 国家自然科学基金面上项目(41673079); 中国科学院新疆生态与地理研究所“引进高层次人才专项”资助

作者简介: 苏原(1989-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物养分回收

通讯作者: 李凯辉. E-mail: likh@ms.xjbi.ac.cn

生态系统养分循环对全球气候变化的响应具有重要意义。

巴音布鲁克草原是新疆典型的亚高山半干旱草原,是生态与环境变化最为敏感的地区之一^[11]。该区域的植物对极寒等环境具有较强的适宜性,在生物多样性维持中发挥着重要的作用。近年来,在全球变化和人类活动的双重影响下,巴音布鲁克的生态环境已发生很大变化^[12]。不同植物对于养分限制、极端气候等,其元素生态化学计量特征对环境的适宜性具有异质性。笔者以中国科学院巴音布鲁克草原研究站内的长期氮沉降样地的3种优势种植物为对象,测定成熟和老叶片的N、P含量,分析植物叶片N、P含量及化学计量特征的相关关系,探讨N和P元素在植物叶片中的养分变化规律,以期为高寒草原养分高效管理和可持续发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院巴音布鲁克草原生态系统研究站。巴音布鲁克草原位于新疆天山中部(42°18'~43°34'N,82°27'~86°17'E),平均海拔在2 500 m,面积接近23 000 km²。该区域气候属于典型的高寒气候类型,干旱寒冷,全年积雪日高达150~180 d,无绝对无霜期。年均降水量300.8 mm,其中77.6%的降水集中在5—8月,年平均气温-4.8℃^[13]。该草原植物群落物种较少,7~11个·m⁻²,主要优势物种有落草(*Koeleria cristata*)、天山赖草(*Leymus tianschanicus*)等^[14]。

1.2 实验设计和样品采集

选取自2009年开始模拟氮沉降的样地,设置3个模拟氮素沉降水平,即0、3、9 g·m⁻²·a⁻¹,记作N₀、N₃、N₉。每个处理设置4个重复,随机区组排列,每个处理的小区面积为32 m²(8 m×4 m),小区间隔1 m,3个处理,共计12个小区。于每年5月和6月下旬施氮,氮添加处理分2次进行,在5月

初,于降水后将NH₄NO₃溶解于8 L水中,均匀喷洒至N处理样地(小于1 mm降水);另于6月初同样处理,以满足植物的生理需求。所有试验处理开始于2009年5月,此后每年依实验安排执行,对照喷洒不加氮等量水。

选取以上样地3个植物作为研究对象,分别为:二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、天山赖草(*Leymus tianschanicus*)、落草(*Koeleria cristata*)。2017年7月中旬和10月初分别进行样品采集,7月的叶片是其生长旺盛时期的表征(成熟叶),而10月采集时叶片处于枯黄期(老叶)。每个小区内随机选择无损、向阳的3种植物的新鲜叶片,装袋后,带回实验室分析。

1.3 实验方法

将野外采集植物叶片样品先经105℃杀青30 min,然后65℃烘干至恒量。植物叶片用球磨机磨碎后过0.149 mm筛,装袋封存,用于测定植物叶片N和P含量。N和P含量采用HClO₄-H₂SO₄消煮法,N含量采用半微量开氏定氮法测定,P含量采用钼锑抗比色法测定。土壤有机碳采用重铬酸钾滴定法;土壤全磷采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法;全N和P测定结果以单位质量的养分含量表示(mg·g⁻¹)。

1.4 数据处理

采用SPSS 23.0对数据进行统计分析,用Origin 9.0作图。对不同处理间植物叶片N、P元素含量及其化学计量比进行单因素方差分析(One-way ANOVA)。利用Levene's test检验方差齐性与否,方差齐性检验时使用LSD法进行多重比较(α=0.05)。植物叶片N、P含量关系用Pearson相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同施氮水平对土壤理化性质的影响

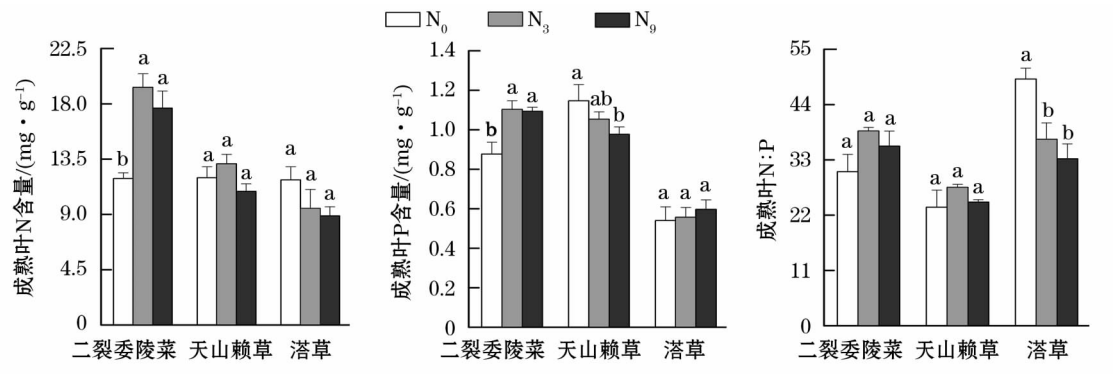
从表1可以看出,不同施氮水平提高了土壤硝态氮和全磷含量。而对土壤中氨态氮含量、土壤有机碳和pH没有显著影响。

表1 不同施氮水平对土壤理化性质的影响

Tab.1 Effects of different nitrogen application levels on soil physiochemical properties

氮处理/(mg·g ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N/(mg·g ⁻¹)	NH ₄ ⁺ -N/(mg·g ⁻¹)	TP/(mg·g ⁻¹)	SOC/(mg·g ⁻¹)	pH值
0	52.32±2.07a	7.60±0.93a	0.22±0.03a	46.40±0.90a	7.85±0.04a
3	70.69±7.43a	7.71±0.42a	0.23±0.01a	46.79±2.28a	7.81±0.07a
9	111.05±13.89b	8.18±0.74a	0.25±0.06a	43.39±1.42a	7.80±0.04a

注:同列不同字母表示不同土壤因子特征差异显著(P<0.05);SOC(有机碳)、TP(全磷)。数据为均值±标准误。下同。



注:数据为均值±标准误。下同。

图1 3种优势植物成熟叶片N和P浓度及N:P对氮添加的响应

Fig. 1 N and P concentrations of mature leaves of three dominant plant species and response of N:P ratios to N addition

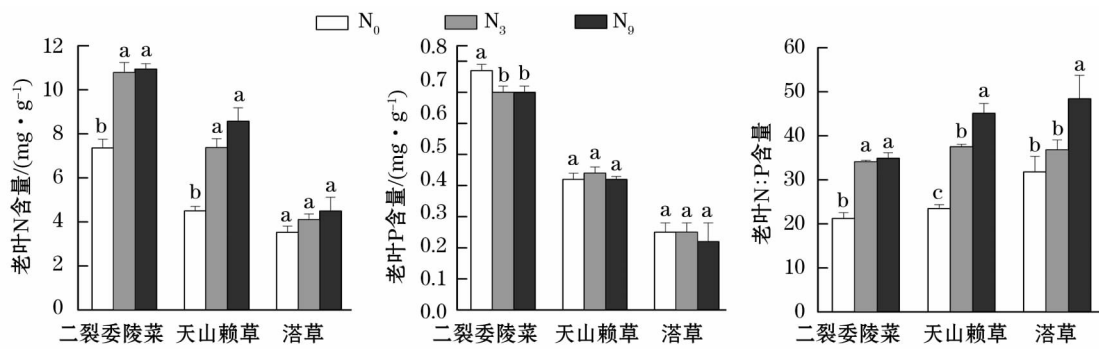


图2 3种优势植物老叶N和P浓度及N:P对氮添加的响应

Fig. 2 N and P concentrations of senesced leaves of three dominant plant species and response of N:P ratios to N addition

2.2 不同施氮水平对成熟叶片养分和化学计量特征的影响

通过不同水平氮添加对成熟叶片化学计量特征的研究发现,氮添加对成熟叶片N浓度、P浓度和N:P并没有表现出一致趋势(图1)。氮添加增加了二裂委陵菜成熟叶片P浓度,而N:P呈现一定增加趋势,降低了天山赖草叶片P浓度和落草的N:P,而对落草叶片P浓度和天山赖草N:P无显著影响。不同物种叶片养分浓度(尤其是P浓度)对氮添加的响应特征存在一定差异,进而引起叶片N:P出现分歧响应。

2.3 不同施氮水平对老叶养分和化学计量特征的影响

通过不同水平氮添加对老叶化学计量特征的研究发现,氮添加显著提高了老叶N浓度和N:P,但老叶P浓度并没有与N浓度和N:P表现出一致趋势(图2)。就单个物种分析,本研究中氮添加使二裂委陵菜、天山赖草、落草老叶N浓度和N:P分别提高了46.7%、77.1%、21.7%和62.6%、76.1%、34.1%;二裂委陵菜P浓度降低了9.1%,落草P浓

度降低了8.0%,对天山赖草没有显著影响。

通过对生长旺盛期和枯黄期叶片N和P元素生态化学计量的研究表明,氮添加显著影响了叶片N和P浓度和化学计量特征。3种植物养分状况对氮添加的响应不同,本研究结果显示,成熟叶和老叶P浓度和N:P对氮添加响应存在一定差异,即:老叶P浓度呈现一定的降低趋势,N:P显著升高,成熟叶N:P的比值影响不显著,而一致提高了叶片N浓度。

2.4 植物N、P浓度及N:P在不同生长季的相关性

生长旺盛期,3种植物成熟叶N浓度与N:P呈显著正相关,二裂委陵菜叶片N与P呈显著正相关(表2),表明植物在吸收N元素的同时也吸收P元素,两者具有协同关系,这种关系在天山赖草和落草并未发现,表明不同物种对P的利用有所差异。枯黄期,叶片N与N:P呈显著正相关(落草除外),P与N:P呈显著负相关(天山赖草除外),这表明不同物种在衰老期对N和P元素的重吸收强度存在差异。

就成熟叶和老叶看,同一物种在不同时间元素

表 2 植物 N、P 浓度及 N:P 之间的相关性
Tab. 2 Correlations between plant N and P concentrations and N:P ratios

		N	P	N:P			N	P	N:P
7 月	二裂委陵菜	N	1.00		10 月	二裂委陵菜	N	1.00	
		P	0.786 *				P	-0.668 *	1.00
		N:P	0.834 **	1.00			N:P	0.974 **	-0.815 **
	天山赖草	N	1.00			天山赖草	N	1.00	
		P	0.20	1.00			P	0.26	1.00
		N:P	0.739 *	-0.51			N:P	0.975 **	0.05
	落草	N	1.00			落草	N	1.00	
		P	0.50	1.00			P	0.54	1.00
		N:P	0.678 *	-0.28			N:P	-0.02	-0.830 **

注: * 表示 $P < 0.05$ 水平下显著, * * 表示 $P < 0.01$ 水平下显著。

之间的相关性也不是固定的。例如,在生长旺盛期和枯黄期叶片 N 与 P 的相关性分别为显著正相关、显著负相关,生长旺盛期所有植物叶片 P 与 N:P 并没有发现显著关系,在枯黄期却有显著负相关关系,这表明植物叶片元素之间的相关性在不同生长阶段是不同的,是植物适应环境的策略。

3 讨论

3.1 施氮水平对成熟叶 N 和 P 浓度及 N:P 的影响

该草原 3 种植物叶片 N 和 P 含量在物种间的差异显著,成熟叶 N 含量平均值 $12.78 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,高于阿拉善荒漠成熟草本植物 N 浓度平均值 $11.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[15],低于科尔沁沙质草地^[16]和昆仑山高寒草原^[7]的研究结果。与同一研究区 Liu 等^[13]的研究结果一致。其中,二裂委陵菜成熟叶 N 含量最高,天山赖草次之,落草最低。成熟叶 N 含量反映了植物获取 N 素的能力,成熟叶较高的 N 被认为是植物保持和利用有限 N 素的一种机制^[17],二裂委陵菜获取氮能力更强,更容易在 N 素贫瘠的生境生存。同时,P 在天山赖草中最高,二裂委陵菜次之,落草最低,平均值为 $0.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。该结果远低于昆仑山高寒草原^[7]。N:P 对植物受 N 或 P 元素限制有很好的指示作用^[2]。植物组织 N:P 小于 14 时,植物生长受 N 限制;大于 16 时,受 P 限制;当植物组织 N:P 介于 14~16 时,植物生长受 N 和 P 共同限制。本研究中,所有物种 N:P 都大于 16,说明植物生长可能受 P 限制,而天山赖草受 P 限制最强烈。这表明长期氮沉降加剧了该草原生态系统 P 限制,在未来氮沉降升高背景下,将进一步加强该区域 P 限制。

氮添加显著提高了成熟叶 N 浓度,这可能是氮

添加提高了土壤活性 N 含量,增加了土壤 N 可利用性,氮添加促进植物从土壤中吸收更多的 N 素。氮添加促进了二裂委陵菜和落草叶片 P 元素吸收,这可能是 N 和 P 为植物蛋白质中重要的组成元素,在植物体内一定比例的 N 和 P 含量,可以维持其内稳性^[18-19]。而天山赖草叶片 P 浓度降低,这可能是氮添加提高了植物生物量,P 含量增加对生物量增幅相对较小,这种稀释效应使叶片 P 含量降低^[8]。关于氮添加降低了成熟叶 P 浓度的研究报道有很多^[8-9,20],氮添加后植物成熟叶 P 浓度降低,土壤硝态氮含量显著增加,该植物可能对 N 的吸收过量,而土壤中全磷含量在处理间增加不显著,植物所需 P 元素无法供给,从而使成熟叶 P 浓度降低。

氮添加显著增加了二裂委陵菜成熟叶 N:P,对天山赖草 N:P 无显著影响。氮沉降对植物组织 N:P 影响已有广泛报道,例如,在内蒙古草原氮添加对成熟叶 N:P 没有影响^[6],而在相似生境下,氮添加增加了成熟叶 N:P^[4,20]。这些不同响应可能与氮添加量、氮形态、研究区氮需求有关。考虑到这些潜在差异,未来需要更多的实验证据来探究长期不同施氮水平对植物养分浓度和 N:P 的影响。

3.2 施氮水平对老叶 N 和 P 浓度及 N:P 的影响

本研究表明,氮添加显著增加老叶 N 浓度和 N:P,但没有发现对老叶 P 浓度有显著影响。在草原生态系统中,Wang 等^[10]在探究氮添加对 5 种优势植物养分浓度和化学计量特征的影响时也发现,氮添加显著增加老叶 N 浓度和 N:P,但没有发现对老叶 P 浓度有显著影响,这与本研究结果一致。而老叶养分浓度和 N:P 在这 3 种植物之间具有显著变化,养分浓度的种间变异在先前研究也有报道^[7,21]。由于不同物种之间养分重吸收效率差异很

大^[22],表明种间差异在成熟叶和老叶中是一致的,成熟叶 N 浓度增加导致 N 重吸收效率下降^[23],因此,更多的 N 保留在老叶中,使得老叶 N 浓度增加。本研究的一个重要结果是氮添加在整体上降低了 P 浓度,导致了 N:P 显著增加。有研究发现氮添加使一年生草本老叶 P 浓度减少了 40%^[24]。Phoenix 等^[25]也发现氮添加增加了 P 需求,但没有改变多年生草根本部 P 浓度,而在内蒙古草原研究结果表明,氮添加显著增加了老叶 P 浓度^[26],这些响应差异可能是由于 P 供应和需求相互平衡的结果。就单个物种来看,本研究氮添加对老叶 P 浓度没有显著影响。已有研究表明,氮添加使植物从老叶中重吸收更多的 P^[27],老叶 P 浓度对氮添加没有响应,这可能是成熟叶 P 浓度的增加和较高 P 重吸收权衡的结果,养分重吸收的过程为解释植物 N:P 变化提供了一个较好的方案。老叶 N:P 在一定程度上影响着微生物的组成和活性,对于凋落物的分解非常重要^[28]。在氮沉降增加和格局改变的背景下^[3,29],本研究对于理解山地草原凋落物分解和生态系统养分循环具有一定科学意义。

3.3 植物 N 和 P 浓度及其 N:P 的相关性

植物 N、P 元素与其化学计量比三者之间的相关性在成熟叶和老叶中也不尽相同,成熟叶与老叶 N 元素含量与 N:P 呈显著正相关,说明叶片 N、P 元素间具有共变的特性。在成熟叶和老叶中,二裂委陵菜叶片 N 与 P 分别呈显著正相关、显著负相关,表明植物在吸收 N 元素的同时也在吸收 P 元素,两者具有协同关系^[30-31]。据笔者推测,土壤 N 素在影响 N 和 P 浓度和化学计量是一个关键因素,有研究报道,土壤 N 素的缺乏也会影响植物对 P 的吸收^[32],这表明 N、P 元素存在紧密的耦合关系。一方面,叶片 N 和 P 的正相关性是高等植物养分元素计量的普遍规律,体现了叶片属性间的经济策略^[33]。另一方面,植物 N 含量和 P 含量具有极显著的正相关关系, N 含量和 N:P 呈显著正相关,与前人研究结果相类似^[34-35]。生态化学计量学理论也认为,有机体的元素组成比例是相对稳定的^[19,36],偏离该恒定值可能意味着其中一种营养元素受到限制。

老叶 N 与 N:P 呈显著正相关(除落草外),P 与 N:P 呈显著负相关,这表明不同物种在衰老期对 N 和 P 元素重吸收强度存在差异。Wang 等^[10]也发现,老叶 N:P 与施氮量之间呈正相关。一方面,这

很可能是由于氮添加增加了老叶 N 浓度,同时氮添加降低了老叶 P 浓度^[7],导致老叶较高的 N:P。本研究老叶 P 含量与 N:P 呈显著负相关,而成熟叶中两者相关性不显著。有研究报道^[7],P 添加显著提高了老叶 P 浓度,降低了 N 浓度,进而引起 N:P 降低。也有研究发现,氮添加一般导致较低的 N 重吸收率,而相对 P 重吸收率较高^[20,37],即增加了 N 浓度同时降低了 P 浓度,因此,通过植物养分重吸收过程解释元素之间的关系更为明了。本研究对于理解 N 和 P 元素循环有很大帮助,今后应进行长期的氮添加对植物养分重吸收特征影响的研究。

就生长季旺盛期和枯黄期,同一物种在不同时间元素之间的关系也不是固定的,例如,二裂委陵菜叶片 N 与 P 的关系在 7 月和 10 月截然相反,7 月所有植物叶片 P 与 N:P 并没有发现显著关系,而在 10 月却显著不同,这表明植物叶片的元素之间的关系在不同生长阶段是不同的。在生长旺盛期,氮添加促进了 P 元素的吸收,而枯黄期,氮添加促进了 P 元素的重吸收^[10,22,26]。这表明植物在不同生长期对 P 的利用有所差异,在未来氮沉降升高的背景下,该山地草原更倾向于受 P 元素的限制。

4 结论

(1) 3 种植物成熟叶片 N($12.78 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和 P($0.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)含量普遍较低,N:P 较高(32.5),植物生长更倾向于受 P 限制。

(2) 氮添加显著增加了成熟叶和老叶的 N 浓度和 N:P,P 浓度没有一致变化趋势。

(3) 成熟叶和老叶对氮添加响应存在一定差异,表现在 P 浓度和 N:P 变化不一致,植物 N、P 元素之间的相关性在成熟叶和老叶之间存在显著差异。

(4) 3 种物种养分状况对氮添加的响应存在一定差异,表明在未来长期氮沉降条件下,植物的养分循环可能会发生改变。

参考文献(References):

- [1] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere[J]. Journal of Plankton Research 2003, 25(9): 1 183.
- [2] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, et al. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands[J]. Ecology, 2003, 84(8): 2 191 - 2 199.

- [3] 庄晓玲,李凯辉,王晓丽,等. 新疆两种不同类型农田生态系统大气氮素干沉降分析[J]. 干旱区研究,2017,34(6):1 395 – 1 401. [Zhuang Xiaoling, Li Kaihui, Wang Xiaoli, et al. Atmospheric nitrogen dry deposition in two agroecosystems in Xinjiang [J]. Arid Zone Research,2017,34(6):1 395 – 1 401.]
- [4] Zhan S X, Wang Y, Zhu Z C, et al. Nitrogen enrichment alters plant N: P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem [J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 134:21 – 32.
- [5] Huang W J, Zhou G Y, Liu J X, et al. Effects of elevated carbon dioxide and nitrogen addition on foliar stoichiometry of nitrogen and phosphorus of five tree species in subtropical model forest ecosystems[J]. Environmental Pollution, 2012, 168:113 – 120.
- [6] Lü X T, Kong D L, Pan Q M, et al. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland [J]. Oecologia, 2012, 168:301 – 310.
- [7] Li L, Gao X P, Li X Y, et al. Nitrogen (N) and phosphorus (P) resorption of two dominant alpine perennial grass species in response to contrasting N and P availability [J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 127:37 – 44
- [8] Yuan Z Y, Chen H Y. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes [J]. Nature Climate Change, 2015, 5(5):465 – 469.
- [9] Rowe E C, Smart S M, Kennedy V H, et al. Nitrogen deposition increases the acquisition of phosphorus and potassium by heather *Calluna vulgaris* [J]. Environmental Pollution, 2008, 155(2):201 – 207.
- [10] Wang X G, Lü X T, Han X G. Responses of nutrient concentrations and stoichiometry of senesced leaves in dominant plants to nitrogen addition and prescribed burning in a temperate steppe [J]. Ecological Engineering, 2014, 70:154 – 161.
- [11] Erschbamer B, Unterluggauer P, Winkler E, et al. Changes in plant species diversity revealed by long-term monitoring on mountain summits in the Dolomites (Northern Italy) [J]. Preslia Praha, 2011, 83(3):387 – 401.
- [12] 岳平,宋韦,李凯辉,等. 天山中部巴音布鲁克高寒草原大气无机氮沉降[J]. 应用生态学报,2014,25(6):1 592 – 1 598. [Yue Ping, Song Wei, Li Kaihui, et al. Inorganic N deposition in the Bayinbuluk alpine grassland of the central Tian shan Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(6):1 592 – 1 598.]
- [13] Liu Y Y, Taxipulati T, Gong Y M, et al. N-P fertilization inhibits growth of root hemiparasite *Pedicularis kansuensis* in Natural Grassland [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:2 088.
- [14] Li K H, Liu X J, Song L, et al. Response of alpine grassland to elevated nitrogen deposition and water supply in China [J]. Oecologia, 2015, 177(1):65 – 72.
- [15] 张珂,陈永乐,高艳红,等. 阿拉善荒漠典型植物功能群氮、磷化学计量特征 [J]. 中国沙漠, 2014, 34(5):1 261 – 1 267. [Zhang Ke, Chen Yongle, Gao Yanhong, et al. Stoichiometric characteristics of leaf nitrogen and phosphorus of different plant functional groups in Alashan desert region [J]. Journal of Desert Research, 2014, 34(5):1 261 – 1 267.]
- [16] 李玉霖,崔夺,陈静,等. 科尔沁沙质草地优势多年生植物氮素回收效率的分异特征 [J]. 中国沙漠, 2013, 33(3):688 – 695. [Li Yulin, Cui Duo, Chen Jing, et al. Divergence of nitrogen resorption efficiency of dominant perennial plants in Horqin sandy grassland [J]. Journal of Desert Research, 2013, 33(3):688 – 695.]
- [17] Carrera A L, Sain C L, Bertiller M B. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina [J]. Plant and Soil, 2000, 224(2):185 – 193.
- [18] Gusewell S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, 164(2):243 – 266.
- [19] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, et al. Linking stoichiometry homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability [J]. Ecology Letters, 2010, 13(11):1 390 – 1 399.
- [20] Li X, Liu J, Fan J, et al. Combined effects of nitrogen addition and litter manipulation on nutrient resorption of *Leymus chinensis* in a semi-arid grassland of northern China [J]. Plant Biology, 2015, 17(1):9 – 15.
- [21] Cui Q, Lü X T, Wang Q B, et al. Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe [J]. Plant and Soil, 2010, 334(1 – 2):209 – 219.
- [22] Lü X T, Cui Q, Wang Q B, et al. Nutrient resorption response to fire and nitrogen addition in a semiarid grassland [J]. Ecological Engineering, 2011, 37(3):534 – 538
- [23] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set [J]. Ecology, 2005, 86(10):2 780 – 2 792.
- [24] Menge D N L, Field C B. Simulated global changes alter phosphorus demand in annual grassland [J]. Global Change Biology, 2007, 13(12):2 582 – 2 591.
- [25] Phoenix G K, Booth R E, Leake J R, et al. Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands [J]. Global Change Biology, 2003, 9(9):1 309 – 1 321.
- [26] Lü X T, Reed S, Yu Q, et al. Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semi-arid grassland [J]. Global Change Biology, 2013, 19(9):2 775 – 2 784
- [27] Lü X T, Han X G. Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China [J]. Plant and Soil, 2010, 27(1 – 2):481 – 491
- [28] Gusewell S, Gessner M O. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms [J]. Functional Ecology, 2009, 23(1):211 – 219.
- [29] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China [J]. Nature, 2013, 494(7 438):459 – 562.
- [30] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. Ecology Letters, 2010, 3(6):540 – 550.
- [31] Rong Q Q, Liu J T, Cai Y P, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China [J]. Ecological Engineering, 2015, 76:57 – 65.
- [32] Wang Z N, Lu J Y, Yang M, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaves of differently aged lucerne (*Medicago sativa*) stands [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:1 062.
- [33] 李征,韩琳,刘玉虹,等. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(10):1 054 – 1 061. [Li Zheng, Han Lin, Liu Yuhong, et al. C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China [J]. Chinese Journal of

- Plant Ecology, 2012, 36(10): 1 054 – 1 061.]
- [34] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 等. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8 326 – 8 335. [Luo Yan, Gong Lu, Zhu Meiling, et al. Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs in the upper reaches of the Tarim River Desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(24): 8 326 – 8 335.]
- [35] 石贤萌, 纪金华, 宋亮, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗 C、N、P 化学计量特征及其对 N 沉降增加的响应[J]. 植物生态学报, 2015, 39(10): 962 – 970. [Shi Xianmeng, Qi Jinhua, Song Liang, et al. C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 962 – 970.]
- [36] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1 007 – 1 019. [Ceng Dehui, Chen Guangsheng. Ecological stoichiometry: A science to explore of the complexity of living systems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005, 29(6): 1 007 – 1 019.]
- [37] 安卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801 – 807. [An Zhuo, Niu Decao, Wen Haiyan, et al. Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(8): 801 – 807.]

Response of Stoichiometric Characteristics of Nitrogen and Phosphorus in Plant Leaves in an Alpine Grasslands to Nitrogen Deposition in the Tianshan Mountains

SU Yuan^{1,2}, LUO Yan^{1,2}, GENG Feng-zhan^{1,2}, HAN Wen-xuan^{1,3},
ZHU Yu-mei⁴, LI Kai-hui^{1,5}, LIU Xue-jun³

(1. Department of Central Asia Ecological and Environmental Research, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 4. Management Committee of Bayinbuluk Scenic Area in Hejing county, Hejing 841300, Xinjiang, China; 5. Bayinbuluk Grassland Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, Bayinbuluk 841314, Xinjiang, China)

Abstract: Atmospheric nitrogen (N) deposition is rapidly increased due to the increase of human activities and climate change, which enhances the N availability and affects the nutrient cycling of plants in alpine grasslands. However, there is still much debate about how the change of nutrient availability affects P content in plants, therefore, the effects of N addition on N and P contents and N:P stoichiometry in mature and senesced leaves at plant organ level in the Bayinbuluk alpine grasslands in the northwest Tianshan Mountains in China were examined based on a 10-year field experiment. The nitrogen and phosphorus contents in mature and senesced leaves of *Potentilla bifurca*, *Leymus tianschanicus* and *Koeleria cristata* were measured, and the values of foliar stoichiometry under N addition treatments at levels of 0, 3, 9 g · m⁻² · a⁻¹) were estimated. Results showed that there were the significant differences of the values of nutrient concentration and foliar stoichiometry between the mature and senesced leaves. The N contents in mature and senesced leaves were 12.78 mg · g⁻¹ and 6.88 mg · g⁻¹, and the P contents were 0.88 mg · g⁻¹ and 0.46 mg · g⁻¹, respectively. N and P concentrations in mature and senesced leaves were in an order of *P. bifurca* > *L. tianschanicus* > *K. cristata*. After the N treatments for 10 years, the N contents in mature and senesced leaves were increased by 12% and 48% respectively. It was found that there was a divergent response of P content in leaves, the effect of N addition on foliar P content was different from different plant species, and the P content in senesced leaves was decreased by N addition. N:P in senesced leaves was increased significantly but not in mature leaves. In addition, the correlations between N and P elements and plant stoichiometry in mature and senesced leaves were different. There was a positive correlation between foliar N and P contents of *P. bifurca* in mature leaves ($P < 0.05$), but a negative correlation in senesced leaves. Our finds revealed that nitrogen addition affected significantly the nutrient content and stoichiometry in leaves of the three species, but there was a significant difference among species. The increase of N deposition would affect the nutrient cycling of plants in grasslands in the Tianshan Mountains.

Key words: plant leaves; nitrogen content; phosphorus content; stoichiometric; nitrogen deposition; alpine grasslands; Bayinbuluk